Bonn. zool. Beitr.	Jg. 36	H. 3/4	S. 277—286	Bonn, Oktober 1985

Bioakustische und verhaltensphysiologische Untersuchungen am Laubfrosch der Kanaren (*Hyla meridionalis*)

von

Hans Schneider

Die Gliederung der palaearktischen Hyla-Arten galt lange als sehr einheitlich. Danach schien es so, daß die Art *H. arborea* ein ungewöhnlich großes Verbreitungsgebiet hat. Mertens und Wermuth betonten 1960, daß *Hyla* in Europa nur mit einer Art vertreten ist, die in 6 Unterarten gegliedert ist, darunter auch der Mittelmeer-Laubfrosch. Der Laubfrosch im Nahen Osten wurde von Audouin (1827) zwar als eigene Art begründet, später aber ebenfalls als Unterart von *H. arborea* eingestuft. Selbst der Laubfrosch in Japan und benachbarten Gebieten galt lange als Unterart von *H. arborea.*

Sowohl im östlichen als auch im westlichen Teil des Verbreitungsgebietes haben sich in der Zwischenzeit Veränderungen der taxonomischen Gliederung der Laubfrösche ergeben. Im Fernen Osten erwies sich *H. japonica* als eigenständige Art, ferner kommen zwei weitere Arten vor: *H. tsinlingensis* Liu & Hu, 1966 und *H. suweonensis* Kuramoto, 1980. Ebenso erhielt der Laubfrosch des Nahen Ostens, *H. savignyi,* aufgrund von Verhaltensuntersuchungen den Status einer Art (Brzoska et al. 1982; Schneider et al. 1984).

Auch der Mittelmeer-Laubfrosch, *H. meridionalis,* ist eine gute Art. Die Abgrenzung des Mittelmeer-Laubfrosches gegenüber *H. arborea* ergab sich vornehmlich durch die vergleichende Untersuchung der Paarungsrufe, die sehr spezifisch und daher auch ein wertvolles taxonomisches Hilfsmittel sind (Schneider 1967, 1968, 1977, 1978). Die ursprüngliche Zuordnung des Mittelmeer-Laubfrosches als Unterart, *H. a. meridionalis,* begründete Boettger, der 1874 einige Tiere von Teneriffa untersuchte. Bald nach Boettger arbeitete Héron-Royer (1884) erneut über den Mittelmeer-Laubfrosch. Er war durch den andersartigen Ruf auf ihn aufmerksam geworden und nannte ihn *H. barytonus. H. meridionalis* ist außer auf den Kanaren in Süd- und Westfrankreich, Nordafrika und auf den Balearen beheimatet. So ist der Name Mittelmeer-Laubfrosch berechtigt, für die Tiere der Kanaren ist er allerdings nicht sehr treffend. 1982 führte daher Schneider die Bezeichnung Kanarischer Laubfrosch für sie ein.

Ausgehend von der Untersuchung der Rufe und des Rufverhaltens von *H. meridionalis* der Camargue (Schneider 1968), war es angezeigt, den Laubfrosch der Kanarischen Inseln selbst zu untersuchen, da Tiere von dort die Grundlage

für die erste Beschreibung bildeten. Die Arbeiten begannen 1975 und zogen sich bis in die jüngste Zeit hin; Arbeitsplatz war ein künstlicher Wasserspeicher in Punta del Hidalgo im Nordosten Teneriffas, der eine große Laubfrosch-Population beherbergte.



Abb. 1. Rufendes Laubfrosch-Männchen kurz vor Abschluß eines Paarungsrufs (oben) und in der Pause zwischen Rufen (unten).

1. Rufverhalten

Wegen der milden Temperaturen beginnt die Rufperiode bereits im Dezember und erstreckt sich bis weit in den März hinein. Die untere Rufschwelle liegt bei ca. 12,5 °C, die obere bei ca. 24,5 °C Lufttemperatur. Während der Beobachtungszeiten sank die Lufttemperatur nie unter die untere Rufschwelle ab, so daß die Laubfrösche täglich riefen. Die rufenden Männchen sitzen zum größten Teil im flachen Uferbereich, so daß der Körper nur wenig in das Wasser eintaucht.

Seltener halten sich Männchen an Pflanzen oder schwimmenden Objekten fest. Die rufenden Männchen haben den Körper leicht aufgerichtet und eine beträchtliche Menge Luft aufgenommen. Während der Intervalle zwischen den Rufen ist der Körper maximal aufgebläht, am Ende eines Rufes jeweils die einzelne, kehlständige Schallblase (Abb. 1). Stets ist der exspiratorische, zur Schallblase gerichtete Luftstrom schallproduzierend, während nach einem Ruf die Luft stimmlos in die Lungen zurück fließt, allerdings bleibt auch zwischen den Rufen die Schallblase noch zum Teil mit Luft gefüllt.

Haben die rufenden Männchen nach der Anwanderung ihre Rufplätze gewählt, behalten sie diese vielfach bis zum Ende der täglichen Rufphase bei. Die rufenden Männchen sind oft nur 5—8 cm voneinander entfernt. Der Gedanke drängt sich auf, daß dies durch die große Populationsdichte bedingt ist, aber auch in anderen Gewässern verhalten sich die Laubfrösche so. Dadurch unterscheiden sich die Laubfrösche Teneriffas von den Mittelmeer-Laubfröschen der Camargue und noch mehr von den mitteleuropäischen Laubfröschen, *H. a. arborea,* die beim Rufen Abstände von 30—50 cm einhalten. Beim Laubfrosch der Kanaren sind Revierrufe daher selten und gewöhnlich nur zu Beginn der abendlichen Rufphasen zu hören, wenn die Männchen ihre Rufplätze noch nicht endgültig eingenommen haben.

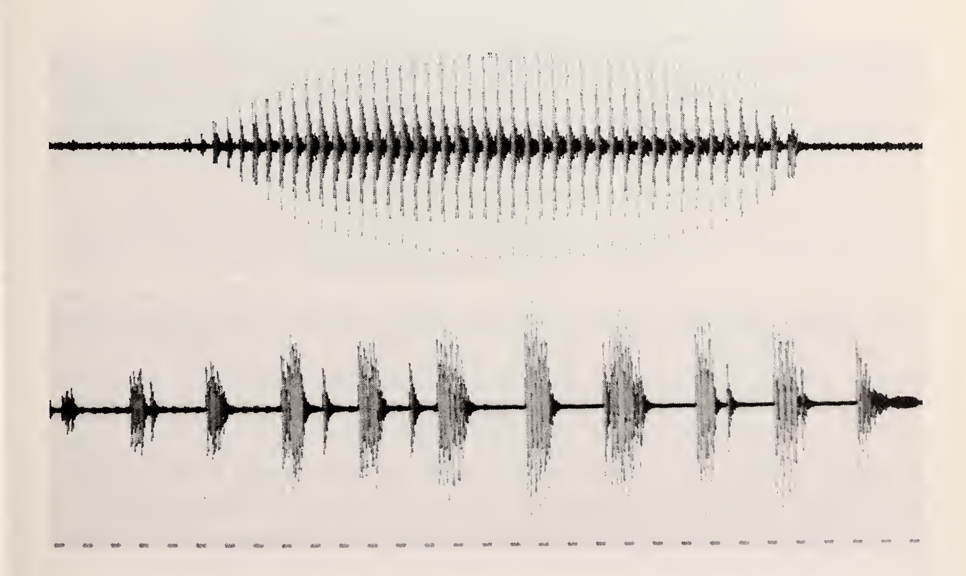


Abb. 2, 3. Oszillogramme eines Paarungsrufs bei 14 °C (Abb. 2, oben) und eines Revierrufs bei 16,75 °C Lufttemperatur (Abb. 3, unten). Zeitmarke 50 Hz.

2. Die Rufe

a) Der Paarungsruf

Die Grundeinheiten der Paarungsrufe sind stark gedämpfte Impulse, die in Serie abgegeben werden und zu Rufen geordnet sind (Abb. 2). Die Anzahl der Impulse pro Ruf variiert im Mittel zwischen 42,6 bei 12,5 ° C und 37,2 bei 24 ° C. Im Spektrogramm der Rufe sind die Tonhöhen mit 1000 Hz und 2000—3000 Hz stark mit Energie besetzt.

Bei Temperaturanstieg nimmt die Wiederholungsrate der Rufe zu, da die Dauer der Rufe, die Anzahl der Impulse pro Ruf und die Intervalle zwischen den Rufen abnehmen. Für ein einzelnes Laubfrosch-Männchen gelten die in Tab. 1 genannten Werte.

Tabelle 1. Die Veränderung einiger Rufparameter unter dem Einfluß der Lufttemperatur bei einem einzelnen Laubfrosch. Nach Schneider, 1978.

Variable	Lufttemperatur	
	12,5 ° C	24,5 ° C
Rufe pro 15 s	3,0	13,44
Rufdauer	383,79	270,87
Intervalle zwischen den Rufen	3057,77	1668,53

b) Revierruf

Revierrufe geben die Männchen fast immer in Folgen von 5—10 Rufen ab. Vielfach reagiert ein Männchen mit einem solchen Ruf auf einen Paarungsruf eines anderen, zu nahe sitzenden Artgenossen. Die Abgabe der Revierrufe endet, wenn eines der beiden Tiere — meist ist es der Neuankömmling — einen größeren Abstand einnimmt. Die Revierrufe bestehen ebenfalls aus Impulsen, jedoch ist die Folge langsamer und unregelmäßiger als bei den Paarungsrufen (Abb. 3).

3. Das Fortpflanzungsverhalten

Während der täglichen Rufphase der Männchen wanderten von Land her auch laichbereite Weibchen zu. Ihre Zahl schwankte an den einzelnen Tagen in Abhängigkeit von den Wetterverhältnissen. Bei geringer Paarungsaktivität kamen im Verlauf eines Abends nur 5—6, bei hoher bis zu 15 oder sogar mehr Weibchen. Wanderten viele Weibchen an, war stets auch die Rufaktivität der Männchen hoch. Der genaue Zusammenhang zwischen der wechselnden Paarungsaktivität und den Umweltfaktoren ist zur Zeit noch nicht genau faßbar, sicher ist es nicht allein ein Effekt hoher Temperatur. Die hohe Paarungsaktivität, verbunden mit der Anwanderung von zahlreichen Weibchen hielt meist ein bis zwei Tage an, unmittelbar danach kamen sehr wenige Weibchen, bis wieder ein Höhepunkt der Fortpflanzungsaktivität folgte.



Abb. 4. Laubfrosch-Weibchen bei der Eiabgabe. Das Weibchen hat die Laichstellung eingenommen. Aus Schneider (1981).

Am Ufer oder im flachen Wasser angekommen, blieben die Weibchen in der Regel einige Minuten ruhig sitzen. Dann setzten Orientierungsbewegungen ein, indem sie sich aufrichteten und in verschiedene Richtungen lauschten, schließlich hüpften oder schwammen sie auf ein rufendes Männchen zu, berührten es leicht mit der Schnauze im Bereich der Schulter oder verharrten wenige Zentimeter von ihm entfernt im Wasser. Auf das Antippen folgte augenblicklich der Amplexus. Schwamm ein Weibchen nur in die unmittelbare Nähe eines Männchens, verstrichen einige Sekunden, bis das Männchen reagierte. Nach dem Zustandekommen des Amplexus tauchten die Paare und schwammen in Richtung Seemitte weg, erschienen aber bald wieder an der Wasseroberfläche.

Bei zwei Paaren, bei denen das Ablaichen genauer verfolgt wurde, kam die Paarbildung gegen 21 Uhr zustande, das Ablaichen setzte erst gegen 3.15 Uhr ein und erstreckte sich über 1½ Stunden. In dieser Zeit tauchte jedes Paar 50—60 mal, um jeweils ein Eipaket mit 10—30 Eiern abzusetzen (Schneider 1981; Schneider und Inst. Wiss. Film 1982). Die Eiablage leitete das Weibchen ein, indem

es die Laichstellung einnahm. Dabei bog es den Rücken durch, hob den Kopf, streckte die Hinterbeine und ließ aus der Kloake ein Eipaket austreten. Synchron mit der Bewegung des Weibchens streckte sich das umklammernde Männchen, senkte außerdem die Hinterbeine und ließ vermutlich zu diesem Zeitpunkt auch Samenflüssigkeit austreten (Abb. 4).

Nach dem Austritt der Eier aus der Kloake führte das Weibchen mit den Fersen kräftige Wischbewegungen im Bereich der Kloake durch, so daß sich das Eipaket ablöste. Nach den Wischbewegungen blieb das Paar bis zu 15 Sekunden völlig bewegungslos in gekrümmter Stellung sitzen. Danach entspannte sich das Paar, das Weibchen ließ den Pflanzenstengel los, den es mit den Vorderbeinen umklammert hatte, und strebte mit kräftigen Schwimmbewegungen zur Wasseroberfläche. Dort schwamm das Paar kurze Zeit umher und tauchte bald darauf wieder, um in der geschilderten Weise ein neues Eipaket abzusetzen.

4. Die Bedeutung der Paarungsrufe

Nach den Verhaltensbeobachtungen stellte sich die Frage, welche Rolle die Paarungsrufe der Männchen bei der Fortpflanzung spielen. Diese Frage beschäftigte die Verhaltensphysiologen schon lange, vor allem deswegen, weil es nicht gelang, die naheliegende Funktion nachzuweisen, daß durch die Paarungsrufe ablaichbereite Weibchen Männchen ihrer Art finden und aufsuchen können.

Noch 1960 gab Bogert acht mögliche Funktionen für die Paarungsrufe an. Unter anderem meinte er, die Männchen wollen durch das Rufen Energie abgeben oder bei den Paarungsrufen handle es sich um ein stammesgeschichtliches Relikt, das jetzt keine Bedeutung mehr habe. Die Mißerfolge bei der Ermittlung der Funktion der Paarungsrufe waren zum Teil darauf zurückzuführen, daß am Anfang nicht klar war, daß die Weibchen gegebenenfalls nur sehr kurze Zeit auf die Paarungsrufe der Männchen reagieren, nämlich nur in der einen Nacht, in der sie zur Fortpflanzung zum Teich wandern.

Um die akustische Orientierung bei den Weibchen des Laubfrosches der Kanaren nachzuweisen, wurde der Teich im Verlauf eines Abends mehrmals nach Paaren abgesucht und solche Weibchen in den Versuch genommen, die bereits von einem Männchen umklammert waren. Zum Versuch kamen sie in einen Käfig, in dem sie zunächst drei Minuten lang die Schallsignale hörten. Im Abstand von 2 m vom Käfig waren einander gegenüber zwei Lautsprecher aufgestellt, die unterschiedliche Signale abstrahlten. Auf diese Weise war es möglich, nicht nur die anlockende Wirkung der Paarungsrufe festzustellen, sondern es konnten auch unterschiedliche Signale gegeneinander geprüft werden.

Die ersten Versuche führten zwar zu dem Ergebnis, daß die Weibchen zwischen den Paarungsrufen der eigenen Männchen und denen des mitteleuropäischen Laubfrosches unterscheiden können, aber die Fehlerquote war hoch (Gerhardt und Schneider 1980). Das Ergebnis ließ sich gut interpretieren, denn die Weibchen des Laubfrosches der Kanaren benötigen kein differenziertes akusti-

sches Orientierungsvermögen, da es auf den Kanaren nur eine Laubfrosch-Art gibt. Suchen die Weibchen rufende Laubfrösche auf, sind es immer Artgenossen.

Ausgehend von den differenzierten Paarungsrufen befriedigte dieses Ergebnis allerdings nicht, denn die sehr spezifischen Merkmale der Rufe ließen eher ein leistungsfähiges Unterscheidungsvermögen bei den Weibchen erwarten. Das trifft auch zu. Nach der Verbesserung der methodischen Voraussetzungen reagierten die Weibchen sehr gut auf die akustischen Signale, insbesondere als zwischen den Lautsprechern Wasserstellen angelegt wurden. Dies erschien zweckmäßig, als unter normalen Verhältnissen die Weibchen das letzte Stück der Anwanderung auch im Wasser zurücklegen, um zu einem rufenden Männchen zu gelangen.



Abb. 5. Am Ende der Anwanderung fixiert ein paarungsbereites Weibchen den Lautsprecher, aus dem arteigene Paarungsrufe ertönen.

Als positive phonotaktische Reaktion wurde gewertet, wenn ein Weibchen unmittelbar am Lautsprecher angekommen war (Abb. 5). Die Anwanderung über 2 m erfolgte meist nicht geradlinig, sondern auf einem mehr oder weniger großen Umweg und war mitunter erst 30 Minuten nach Verlassen des Käfigs abgeschlossen. Nach der Ankunft am Lautsprecher berührten die Weibchen diesen häufig kurz mit der Schnauze, kletterten an ihm hoch oder wanderten um ihn herum. Die intensive Suche nach dem vermeintlichen Geschlechtspartner war ein überzeugender Hinweis auf die anlockende Wirkung der Paarungsrufe, denn andere Faktoren als den akustischen Signalen standen für die Orientierung während der Anwanderung nicht zur Verfügung.

Durch eine Reihe von Versuchen gelang der Nachweis, daß die Weibchen zwischen natürlichen Paarungsrufen unterscheiden, die temperaturbedingte Unterschiede aufweisen. Bei diesen Versuchen ertönten aus dem Lautsprecher Paarungsrufe, die der Körpertemperatur der Versuchstiere entsprachen und die die Bezugsbasis bildeten, aus dem zweiten Lautsprecher gleichzeitig Paarungsrufe, die bei höheren oder niedrigeren Temperaturen aufgenommen worden waren.

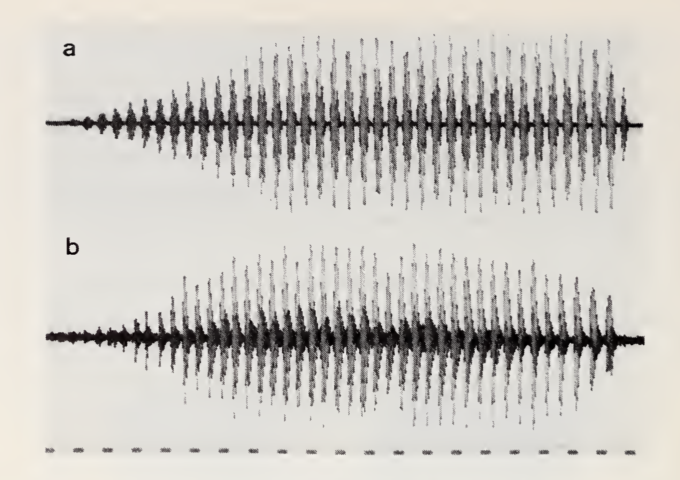


Abb. 6. Simulierter (a) und natürlicher Paarungsruf (b) bei 19 °C. Zeitmarke 50 Hz. Aus Schneider (1982). Mit Genehmigung des VEB Gustav Fischer Verlag, Jena.

Die Weibchen gaben Rufen mit Eigenschaften höherer Temperatur den Vorzug, und zwar bis zu einem Unterschied von 6 °C (Schneider 1982).

Paarungsbereite Weibchen reagierten auch positiv phonotaktisch auf elektronisch nachgebildete Rufe, auch wenn deren Frequenzspektrum nicht genau mit dem der natürlichen Paarungsrufe übereinstimmte. Bei der Möglichkeit der Wahl zwischen solchen simulierten und natürlichen Paarungsrufen (Abb. 6) ergab sich keine statistisch gesicherte Präferenz, allerdings trafen im Vergleich zu anderen Versuchen viele Weibchen überhaupt keine Wahl.

Ein für die akustische Orientierung entscheidender Parameter ist die Wiederholungsrate der Impulse. Die Temperatur bei den Versuchen betrug 15 °C, der die Wiederholungsrate von 95 Impulsen pro Sekunde entspricht. Simulierte Paarungsrufe mit dieser Impulsfrequenz bildeten daher die Bezugsbasis für den Vergleich mit anderen Signalen, deren Wiederholungsrate 70, 120 bzw. 145 Impulse pro Sekunde betrug bei sonst unveränderten Rufparametern. Die Versuchstiere diskriminierten exakt bei den Kombinationen von Rufen mit 95 und 70 Impulsen pro Sekunde sowie 95 und 145 Impulsen pro Sekunde, nicht aber bei der Kombination von Rufen mit 95 und 120 Impulsen pro Sekunde.

In den Phonotaxis-Experimenten, die unter verschiedenen Voraussetzungen und mit unterschiedlichen Zielsetzungen durchgeführt wurden, reagierten von 186 Versuchstieren 105, diese zum Teil mehrmals. Damit ist sicher, daß beim Laubfrosch der Kanaren die Paarungsrufe der Männchen der Zusammenführung der Geschlechter zur Fortpflanzung dienen. Es ist gleichzeitig der erste experimentelle Nachweis dieser Funktion bei einer palaearktischen Froschart.

Summary

On Tenerife the calling period of the tree frogs begins in December and ends in March of the following year. The males call every day after sunset for several hours. The mating calls consist of short pulses and have long durations. The call repetition rate is slow. Several call parameters are influenced by temperature. Females ready to mate approach calling males and are quickly clasped by the males. Oviposition begins some hours later, the eggs are deposited in small packets of 10—30 eggs. Females in mating condition also approach a loudspeaker transmitting species specific mating calls. When two loudspeakers transmit different signals the females discriminate and choose systematically.

Resumen

En Tenerife la época en que canta la ranita meridional comienza en Diciembre para terminar en Marzo del año próximo. Los machos cantan diariamente al anochecer por algunas horas. El canto de celo está formado por una larga serie de cortos impulsos que son emitidos espaciadamente. Varios parámetros del canto están sometidos a una variación de acuerdo a la temperatura. Hembras dispuestas a desovar se acercan a los machos que cantan, y se dejan abrazar. La ovipostura comienza algunas horas después y tiene lugar en forma de descargas sucesivas de 10 a 30 ovas por el lapso de 1 a 1½horas. En condiciones experimentales las hembras aptas para desovar se dirigen también hacia un altoparlante que emite el canto propio de la especie. Al ofrecer simultaneamente dos señales acúsicas, las hembras escogen en forma sistemática.

Literatur

Boettger, O. (1874): Reptilien von Marocco und von den Canarischen Inseln. II. Amphibia. — Abh. Senck. nat. Ges. 9: 186—190.

Bogert, C.M. (1960): The influence of sound on the behavior of amphibians and reptiles. — In: Animal sounds and communication (Eds. Lanyon, W.E. & W.N. Tavolga). Amer. Inst. Biol. Sci., Washington, 137—320.

Brzoska, J., Schneider, H. & E. Nevo (1982): Territorial behavior and vocal response in male *Hyla arborea savignyi* (Amphibia: Anura). — Israel J. Zool. 31: 27—37.

Gerhardt, H.C. & H. Schneider (1980): Mating call discrimination by females of the treefrog *Hyla meridionalis* on Tenerife. — Behav. Process. 5: 143—149.

Héron-Royer (1884): Note sur une forme de rainette nouvelle pour la faune française (*Hyla barytonus*). — Bull. Soc. zool. France 9: 221—238.

Mertens, R. & H. Wermuth (1960): Die Amphibien und Reptilien Europas. — Waldemar Kramer, Frankfurt am Main.

Schneider, H. (1967): Rufe und Rufverhalten des Laubfrosches, *Hyla arborea arborea* (L.). — Z. vergl. Physiol. 57: 174—189.

— (1968): Bio-akustische Untersuchungen am Mittelmeerlaubfrosch. — Z. vergl. Physiol. 61: 369—385.

— (1977): Acoustic behavior and physiology of vocalization in the European tree frog, *Hyla arborea* (L.). — In: The reproductive biology of amphibians (Eds. Taylor, D.H. & S.I. Guttman). Plenum Press, New York, 295—335.

— (1978): Der Paarungsruf des Teneriffa-Laubfrosches: Struktur, Variabilität und Beziehung zum Paarungsruf des Laubfrosches der Camargue (*Hyla meridionalis* Boettger, 1874, Anura, Amphibia). — Zool. Anz., Jena 201: 273—288.

— (1981): Fortpflanzungsverhalten des Mittelmeer-Laubfrosches (*Hyla meridionalis*) der Kanarischen Inseln. — Salamandra 17: 119—129.

— (1982): Phonotaxis bei Weibchen des Kanarischen Laubfrosches, *Hyla meridionalis*. — Zool. Anz., Jena 208: 161—174.

— & Inst. Wiss. Film (1982): Fortpflanzungsverhalten des Mittelmeer-Laubfrosches. — Film C 1459 des IWF, Göttingen 1982. Publikation von H. Schneider, Publ. Wiss. Film, Sek. Biol., Ser. 15, Nr. 39/C 1459, 8 S.

—, Nevo, E., Heth, G., Simson, S., & J. Brzoska (1984): Auditory discrimination tests of female near eastern tree frogs und reevaluation of the systematic position (Amphibia, Hylidae). Zool. Anz., Jena 213: 306—312.

Prof. Dr. H. Schneider, Zoologisches Institut, Poppelsdorfer Schloß, 5300 Bonn 1.